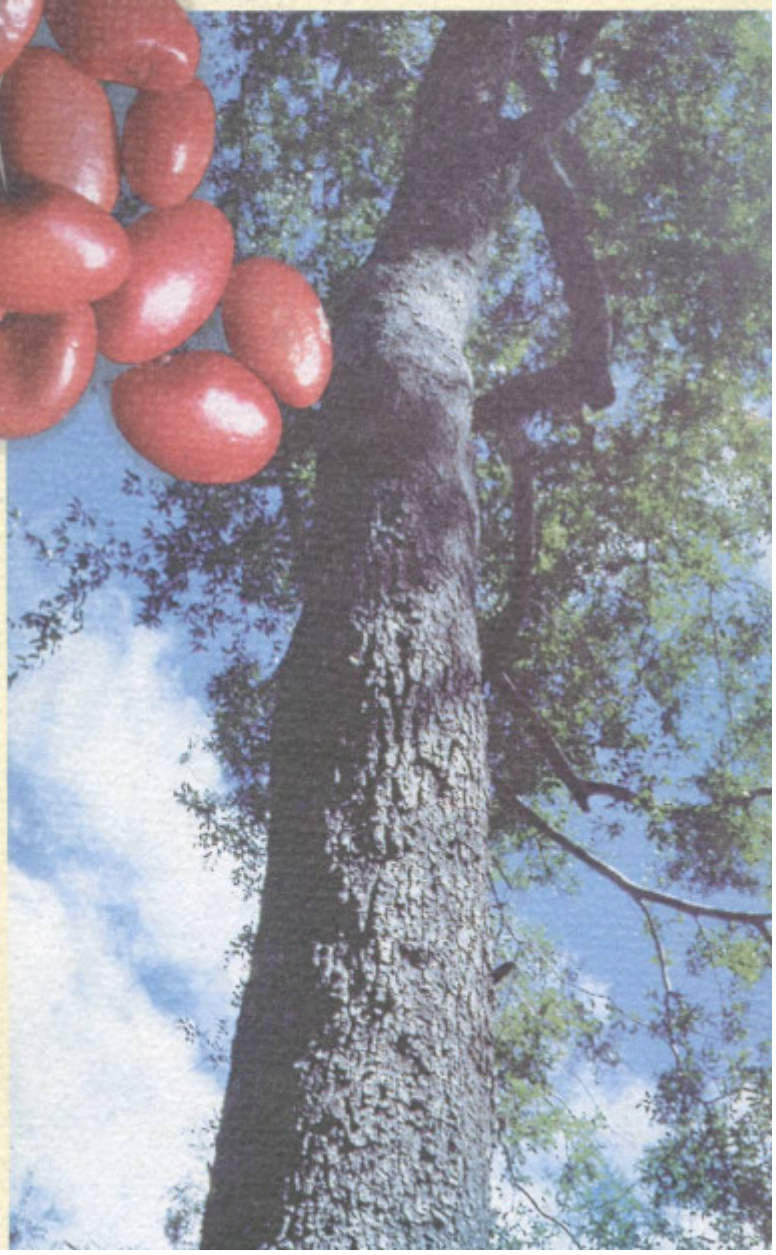
Ecología de Especies Menos Conocidas

Sirari

(Copaifera chodatiana)



BOLFOR

Proyecto de Manejo Forestal Sostenible
Financiado por USAID y PL480
en convenio con el MDSP y FONAMA

PROYECTO DE MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE BOLFOR

ECOLOGIA Y SILVICULTURA DE ESPECIES MENOS CONOCIDAS

Sirari
Copaifera chodatiana
Caesalpinaceae

Autores:
Todd S. Fredericksen
M. Joaquín Justiniano

Santa Cruz, Bolivia
1998

Copyright©1998 by
Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)

Las opiniones y juicios técnicos expresados en las publicaciones del Proyecto BOLFOR, son emitidos por los consultores contratados por el proyecto y no reflejan necesariamente la opinión o políticas de la Secretaría Ejecutiva del PL480 o de USAID

Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)
Cuarto Anillo, Av. 2 de Agosto
Casilla # 6204
Santa Cruz, Bolivia
Fax: 591-3-480854
Tel: 480766-480767
Email: bolfor@bibosi.scz.entelnet.bo

Citación: BOLFOR; Fredericksen, T.S.; Justiniano, M. Joaquín. 1998. Ecología y Silvicultura de Especies Menos Conocidas - Sirari *Copaifera chodatiana,* Caesalpinaceae. *Santa Cruz, Bolivia*

EDICION:	Ramiro Duchén, Daniel Nash
DISEÑO/DIAGRAMACIÓN:	Delicia Gutiérrez
TRADUCCION DEL INGLES:	Daniel Nash
FOTOGRAFIAS:	Todd S. Fredericksen

Para la reproducción total o parcial de esta publicación se debe solicitar autorización al Proyecto BOLFOR.

Impreso en Editora El País
Dirección: Cronembold No. 6
Teléfono 343996
Santa Cruz, Bolivia

Impreso en Bolivia - Printed in Bolivia

Presentación

Tradicionalmente la producción forestal en Bolivia ha estado circunscrita al aprovechamiento de tres especies: la mara o caoba (Swietenia macrophylla)*, el cedro* (Cedrela spp.) *y el roble* (Amburana cearensis)*, con la consiguiente erosión genética y el agotamiento de las poblaciones de dichas especies.*

El Proyecto BOLFOR, desde sus inicios, planteó el manejo sostenible e integral del bosque, lo que trae consigo la extracción y comercialización de un mayor número de especies, y permite la conservación de los recursos forestales. De aquí surge el término "especies menos conocidas", que hace alusión a las especies maderables con alto potencial comercial, pero desconocidas en el ámbito del mercado internacional y nacional.

Este libro forma parte de una serie de publicaciones sobre ecología y silvicultura de especies forestales menos conocidas, mediante la cual se pretende difundir los resultados de las investigaciones realizadas por el proyecto sobre este tema. En cada uno de los volúmenes se presenta nueva información obtenida a través de estudios de fenología y autoecología realizados por investigadores del proyecto, como también una aproximación bibliográfia a la literatura sobre cada una de las especies presentadas.

Esperamos que esta serie sirva como una guía general informativa sobre las especies menos conocidas y que su uso beneficie por igual a los productores forestales, ampliando las perspectivas de la oferta maderable, y a los profesionales y técnicos del ramo, brindando nueva información sobre especies no tradicionales, como una forma de preservar la existencia de las especies más aprovechadas.

En los sucesivos volúmenes se publicarán estudios sobre curupaú, morado, cuta, tarara amarilla, y otros.

Ing. John B. Nittler
Jefe de Equipo

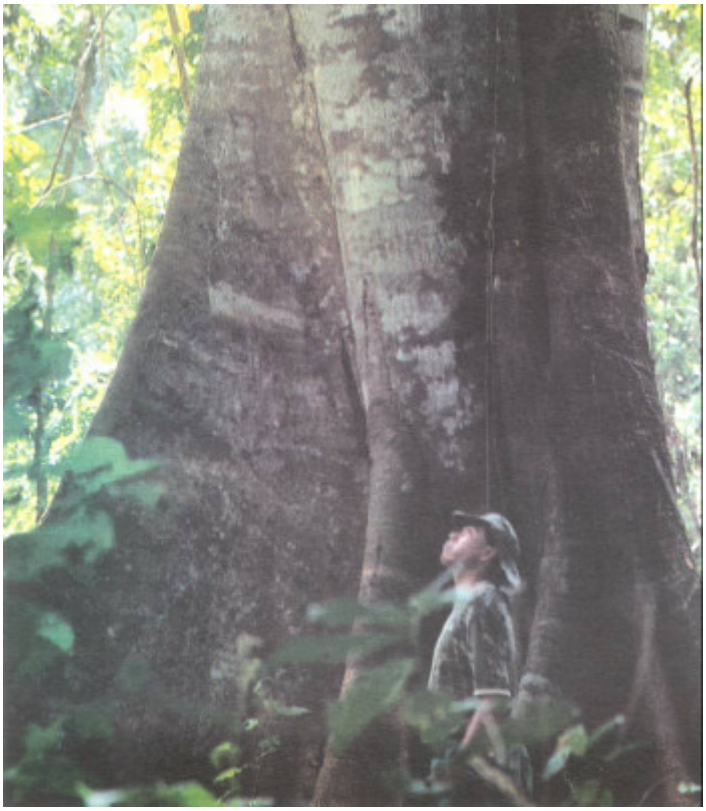
INDICE

	Página
INTRODUCCION	1
CLASIFICACION	8
MORFOLOGIA	9
General	9
Hojas	9
Flores	12
Frutos	12
CARACTERISTICAS ECOLOGICAS	14
Distribución	14
Asociaciones Ambientales	14
Historia de Vida	17
Reacción a la Competencia y Perturbación	23
Plagas y Patógenos	24
Valor para la Fauna Silvestre	26
IMPLICACIONES PARA EL MANEJO	33
Regeneración y Requerimientos para la Sucesión	33
Recolección y Almacenamiento de Semillas	36
Valor Económico	36
Sistemas Recomendados para el Aprovechamiento y la Silvicultura	37
Potencial para el Manejo Sostenible	38
BIBLIOGRAFIA	47

Introducción

Los bibosis (*Ficus*, Moraceae) son un componente importante de los bosques de los llanos orientales bolivianos, al igual que de la mayoría de los bosques tropicales. Entre los roles ecológicos más importantes de las distintas especies de bibosi está el proporcionar una fuente de alimentación a varias especies frugívoras de la fauna silvestre. La producción asincrónica de frutos entre los individuos que forman las poblaciones locales de árboles de esta especie constituye una fuente continua de alimentos para la fauna, la cual puede ser de importancia crítica para su sustento durante períodos de escasez de otros alimentos (Leighton y Leighton 1983, Terborgh 1986, Lambert y Marshall 1991, Borges 1993).

Si bien existen especies representativas de casi todas las formas de vida leñosas, las formas de crecimiento más comunes entre las especies de bibosi son: por un lado, plantas hemiepífitas estranguladoras o matapalos y por otro, plantas no epífitas con sistema propio de sustento o higuerones (Janzen 1979, Berg 1989). Aparte de su importancia para la fauna, ciertas especies de bibosi también tienen valor para la producción de madera; la cual es blanda, blanca y se utiliza, en su mayoría, en la fabricación de muebles. En algunas concesiones forestales ubicadas en el Departamento de Santa Cruz, en los llanos orientales bolivianos, se está iniciando el aprovechamiento de árboles de distintas especies de bibosi. Debido a su valor maderable, en el presente documento se enfoca la ecología de las especies de bibosi higuerones, si bien se presenta, también, alguna información sobre las especies trepadoras (matapalos), debido al valor potencial de éstas como substituto al recurso que constituyen los frutos de



Ejemplo de bibosi higuerón (Ficus glabrata).

las especies con sustento propio (higuerones), las cuales serían aprovechadas.

Surgen varias preocupaciones sobre la sostenibilidad del bosque al considerar el aprovechamiento de bibosis. Entre éstas, se debe mencionar la reducción de la densidad de estas especies hasta alcanzar tamaños de poblaciones menores a los necesarios para la polinización, el impacto negativo de la disponibilidad reducida de alimentos para animales frugívoros y la posible falta de árboles semilleros para la regeneración. Los conocimientos sobre la biología de los bibosis, especialmente con respecto a su polinización y regeneración, serán esenciales para el manejo forestal exitoso.

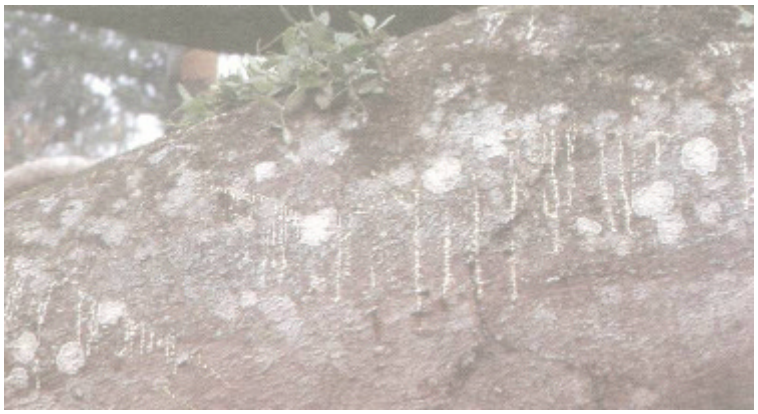
Los bibosis son únicos entre los árboles tropicales, ya que se caracterizan por estar representados por un gran número de especies en varios bosques, sin embargo sólo en excepciones una sola especie es abundante en un bosque en particular (Janzen 1979, McKey 1989). Sus bajas densidades hacen que los bibosis sean vulnerables al colapso poblacional, ya que cada especie depende de una especie particular de avispas de la familia Agaonidae para su polinización (Ramírez 1970) y la viabilidad de las avispas polinizadoras también depende de la disponibilidad de frutos de bibosi, los cuales son utilizados como alimento y como áreas de crianza por las larvas de dichos insectos (McKey 1989, Anstett et al. 1997). Con cualquier lapso temporal en la disponibilidad de bibosis con frutos, la reproducción de las avispas corre peligro y sin las avispas, la reproducción de los bibosis cesaría debido a la falta de un mecanismo de polinización. El aprovecha- miento de varios individuos de una especie de bibosi en particular puede disminuir el tamaño de una población ya

Bibosi matapalo en una palmera.

reducida, quizás por debajo del tamaño mínimo viable para el sustento de sus avispas polinizadoras.

Otra preocupación sobre el aprovechamiento de bibosis se refiere a la reducción de la cantidad de un recurso alimenticio potencial clave para varias especies de la fauna. En Bolivia, un gran número de animales frugívoros parece depender en alto grado de los bibosis o los frutos de estos árboles constituyen una porción significativa de su dieta. El aprovechamiento de bibosis dentro de unidades de manejo forestal podría, por lo tanto, reducir la disponibilidad de un recurso importante para ciertas especies, quizás a un nivel que podría causar reducciones de la abundancia local de la fauna o de la diversidad de especies. El impacto del aprovechamiento sobre la disponibilidad de alimentos dependerá de la capacidad de otras especies no aprovechables de bibosi (matapalos) y de árboles productores de frutos, que puedan servir como fuentes alternativas de alimentación.

Una última preocupación, por lo menos en Bolivia, es que la regeneración de ciertas especies de bibosi podría no ser suficiente para el reemplazo de los árboles aprovechados, especialmente si en el aprovechamiento se extrae un gran porcentaje de los árboles maduros de las poblaciones locales. Los inventarios realizados en concesiones forestales del país (Proyecto BOLFOR, datos sin publicar) indican una relativa escasez en la regeneración de plantines, brinzales y latizales de bibosi.



Látex blancuzco que exudan los bibosis recién cortados.

Varios fustes de bibosi matapalo que crecen en la llanura de un río del Departamento de Santa Cruz.

Es posible que la densidad y composición de especies de bibosi difieran de acuerdo al tipo de bosque y la región. Por ejemplo, en los bosques secos bolivianos las especies de bibosi están limitadas, generalmente, a cursos estacionales de agua y bosques de galería o áreas ubicadas cerca de arroyos estacionales (Navarro 1995). Es posible que las condiciones de ciertas áreas o tipos específicos de bosque permitan el aprovechamiento sostenible del bibosi, mientras que en otros sitios éste estaría limitado por uno o más de los factores anteriormente mencionados.

El objetivo del presente trabajo es resumir los conocimientos que existen sobre la biología de los bibosis con sistema propio de sustento, los cuales podrán usarse como ayuda para el manejo sostenible de la especie. Se incluye información obtenida en la bibliografía existente sobre el tema, además de datos recolectados en varios sitios boscosos que cuentan con poblaciones de bibosis. Las especies más aprovechadas en Bolivia son: *Ficus glabrata* Kunth. (bibosi colorado), *F. insipida* Willd. y *F. maxima* P. Miller. Otras especies comunes, las cuales técnicamente se consideran hemiepífitas, son *F. gomelleira* Kunth. y Bouche y *F. catappifolia* Kunth. y Bouche, las que también se aprovechan ocasionalmente debido a que a veces adquieren la forma de árboles higuerones. Dado el gran número de especies de bibosi presentes en Bolivia y el limitado conocimiento sobre las especies aprovechadas, existe la posibilidad de que otras especies de este género también se estén aprovechando en el país.

Clasificación

Con más de 900 especies de bibosi en el mundo (Janzen 1979), la clasificación de este género ha sido una tarea difícil y aún se encuentra sujeta a investigación y discusión (Berg 1989).

Cornejo (1993) menciona que existen más de 1000 especies, y en América del Sur hay más de 150 especies. Existen dos sub-géneros principales: uno con especies predominantemente monoicas (*Ficus*) y el otro con especies primordialmente dioicas (Berg 1989). Sólo el primer sub-género se encuentra en el hemisferio occidental. Este grupo se divide a su vez en dos secciones: *Urostigma* y *Pharmacosycea*. Esta última generalmente comprende formas terrestres/higuerones propiamente dichas, mientras que *Urostigma* habitualmente está compuesto por formas estranguladoras. En los trópicos americanos existen alrededor de 20 a 25 especies de *Pharmacosycea* y 100 especies de *Urostigma*. Existen grandes similaridades dentro de la sección *Pharmacosycea*, lo cual dificulta su clasificación. La clasificación de especies, de manera general, está relacionada con las correspondientes avispas polinizadoras de la familia Agaonidae, aunque existen bastantes trabajos sobre la clasificación de ambos grupos y se esperan ciertas discrepancias sobre su clasificación (Berg 1989). Berg et al. (1984) han preparado una clave taxonómica de los bibosis de la región amazónica del Brasil.

Morfología

General

Los bibosis con sistema propio de sustento tienden a formar parte del dosel o a tener posiciones emergentes en el bosque, además de ser árboles que viven muchos años. En su mayoría son especies siempreverdes que cambian sus hojas, aunque en ciertas ocasiones se producen lapsos en los que los árboles quedan sin hojas entre los períodos de producción de éstas. Los bibosis higuerones tienen fustes gruesos con grandes aletones al alcanzar la madurez. La base de un árbol grande con aletones puede llegar a medir 4 m o más de diámetro. La corteza es típicamente lisa, mostrando generalmente áreas de exfoliación. Al igual que otros miembros de las Moráceas, los bibosis exudan un látex blancuzco al ser cortados, el cual se oxida tornándose café o amarillo. La especie *F. glabrata* se distingue por su tronco rojizo con corteza exfoliante que revela manchas anaranjadas o amarillas. La corteza de *F. gomelleira* es rojo-grisácea con numerosas lenticelas y corteza interna de color amarillo. Las siguientes descripciones de especies corresponden a Berg et al. (1984) y a especímenes recolectados por los autores.

Hojas

Las hojas de los bibosis están dispuestas en espirales y presentan estípulas terminales cónicas al final de las ramas delgadas, las cuales eventualmente dejan cicatrices a intervalos sobre las ramas. A continuación se describen las distintas especies de importancia.

F. insipida - Hojas subcoriáceas oblongas a elípticas 9-25 cm de largo y 3-11 cm de ancho. El ápice acuminado a redondeado y la base de la hoja redondeada a subaguda. El haz glabro o escabroso y el envés escabroso a hírtulo, nervios laterales 18-25, pecíolo 2.5-6.5 cm, estípulas 5-12.5 cm.

F. maxima - Hojas oblongas e hirsutas a elípticas 8-17 cm de largo y 3-11 cm de ancho, el ápice acuminado a agudo, la base aguda, el haz glabro y liso, el envés generalmente escabroso, pubescente a híspido. Nervios laterales 8-15, pecíolo 1-6 cm de largo, la epidermis se escama al secarse. Estípulas 1.5-3.5 mm de largo, glabras o pubescentes.

F. glabrata - Hojas subcoriáceas oblongas a elípticas 10-17 cm de largo y 6-12 cm de ancho, ápice acuminado a redondeado, base redondeada, haz y envés glabros, nervios principales prominentes, las menores en menor grado. Nervios 10-12. Pecíolos 2-2.5 cm.

F. catappifolia - Hojas obovadas a espatuladas 13-38 cm de largo y 4-15 cm de ancho, coriáceas, ápice redondeado, base cordada, haz y envés glabros. Nervios laterales 10-13, pecíolo 1-1.5 cm, estípulas 1-2 cm y diminutamente pubescentes a casi glabras.

F. gomelleira - Hojas elípticas a oblongas 9-26 cm de largo y 5-13 cm de ancho, ápice redondeado a acuminado, base redondeada a cordada, haz pubescente o hírtulo en los nervios principales, envés hirsuto o hírtulo en los nervios principales, hírtulo o pubescente en los nervios secundarios.

Hojas de Ficus catappifolia.

Flores

Las flores de bibosi crecen en masas dentro de un receptáculo en forma de urna llamado sicono. Tanto los estambres como el estigma están expuestos para permitir la polinización por medio de avispas.

Frutos

Los frutos son pequeños aquenios o drupas unidos en las paredes del sicono.

F. catappifolia - Frutos dispuestos en las axilas de las hojas elipsoides a oblongos 1.1-1.8 cm de diámetro cuando están secos, diminutamente pubescentes, de color púrpura a tiempo de la madurez. Ostíolo prominente 1.5-2 mm de diámetro. Pedúnculo muy pequeño.

F. glabrata - Frutos solitarios en las axilas de las hojas, receptáculos globosos 1.2-1.7 cm de diámetro cuando están secos. Ostíolo plano de 4 mm de diámetro. Pedúnculo 5 mm. Brácteas 5 mm.

F. gomelleira - Frutos globosos dispuestos en las axilas de las hojas, a veces sésiles, 1.5-2 cm diámetro cuando están secos, pubescentes o glabros, de color verde a tiempo de la madurez. Ostíolo 2-2.5 mm de diámetro rodeado por un borde triangular o circular. Pedúnculo 0.5-1.5 cm, 2-3 brácteas basales 3-4 mm.

F. insipida - Frutos globosos solitarios dispuestos en las axilas de las hojas 1.5-3 cm de diámetro (secos), diminutamente pubescentes. El ostíolo plano y prominente, 2-3 mm de diámetro. El pedúnculo 0.8-1.8 cm, brácteas basales 2.5 mm.

F. maxima - Frutos solitarios en las axilas de las hojas, receptáculos globosos 0.8-1.5 cm de diámetro cuando están

secos, generalmente escabrosos. El ostíolo plano de 1.5 mm de diámetro. Pedúnculo 0.4-2.2 cm y brácteas basales de 1.5 mm de largo.

Frutos (siconos) de Ficus glabrata.

Características Ecológicas

Distribución

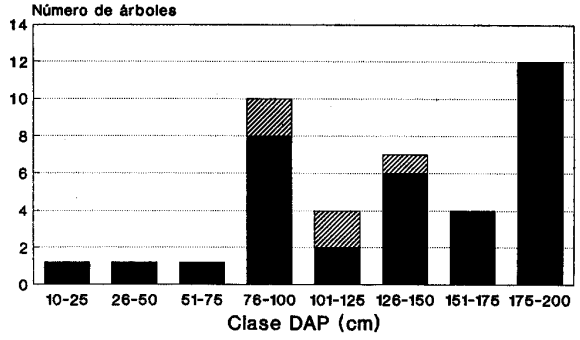
Los bibosis higuerones se distribuyen a lo largo de Bolivia. *F. glabrata, F. insipida, F. maxima* y *F. catappifolia* se encuentran en los bosques sub-húmedos y húmedos de los Departamentos de Santa Cruz, La Paz, Beni y Pando. La especie *F. gomelleira* se encuentra restringida a los bosques de galería de las regiones de bosque pluviestacional de Santa Cruz y bosques subhúmedos en general.

Asociaciones Ambientales

Los bibosis generalmente forman parte de la vegetación de las tierras bajas húmedas tropicales, si bien unas cuantas especies se encuentran en hábitats montanos y bosques secos de tierras bajas. La densidad de los bibosis higuerones y matapalos varía substancialmente entre los distintos tipos de bosque de Bolivia (Cuadro 1). Por ejemplo, no se han observado bibosis higuerones en los bosques de galería de Las Trancas en la región de Lomerío del Departamento de Santa Cruz. Los bosques sub-húmedos estacionales (semi-secos) de tierras altas de Oquiriquia, ubicados al Norte del Departamento de Santa Cruz, poseen mayor densidad de estos árboles que las llanuras aluviales o bosques sub-húmedos, aunque en los estudios correspondientes los errores estándar fueron altos y las diferencias no fueron estadísticamente distintas (Cuadro 1). Los bibosis higuerones son abundantes en la

concesión forestal La Chonta, ubicada cerca de Guarayos. De las especies, con sistema propio de sustento, observadas en estos sitios, sólo *F. glabrata* presenta un fuste con forma aceptable para el aprovechamiento. Se encontraron densidades significativas de la especie aprovechada *F. glabrata* sólo en el bosque sub-húmedo. Los bibosis matapalos son más abundantes en los bosques semi-secos y de sartenejal aluvial y menos abundantes en el bosque sub-húmedo de La Chonta (Cuadro 1). *F. gomelleira* (Kunthe y Bouche) es la especie de bibosi más abundante en los bosques de galería y semi-secos, mientras que *F. trigona* domina los bosques de sartenejal aluvial y sub-húmedos.

Los estudios de las áreas donde se aprovechó recientemente la especie *Ficus glabrata* revelan una densidad total de bibosis no aprovechados de 0.95 árboles con dap > 10 cm por hectárea. Se localizaron tocones y/o troncas de 0.13 árboles/hectárea adicionales, resultando en un porcentaje de aprovechamiento de 11.63% de árboles muestreados. El rango de diámetros de todos los árboles de la muestra fluctuó entre los 15 y 280 cm de dap, con un promedio de 141.7 cm (Figura 1).



Cuadro 1. Densidad media (No. de árboles/ha) ± 1 error estándar de especies de bibosi a partir de 10 cm DAP en cuatro tipos de bosque del Oriente de Bolivia, incluyendo bosque de galería (Las Trancas), bosque semi-seco de tierras altas (Oquiriquia), bosque de llanura aluvial (Oquiriquia) y bosque sub-húmedo (La Chonta).

Especie	Bosque de Galería	Bosque Semi-seco	Bosque de Sartenejal	Bosque sub-húmedo
Bibosis higuerones				
Ficus glabrata (Kunthe)	0.0	0.0	0.3 ± 0.3	1.7 ± 1.2
Ficus maxima (P. Miller)	0.0	3.3 ± 1.2	1.7	0
Total	0.0	3.3 ±1.2	2.0 ± 0.6	1.7 ±1.2
Bibosis matapalos				
Ficus eximia (Schott)	0.0	0.0	0.0	0.3±0.3
F. gomelleira (Kunthe y Bouche)	3.7 ± 1.2	3.0 ± 1.0	0.3 ± 0.3	0.3 ± 0.3
F. pertusa (L.)	1.0±0.6	2.6±1.5	0.0	0.0
F. trigona (L.)	0.0	0.3 ± 0.3	4.3 ± 1.9	1.0 ± 0.6
Otros	0.0	0.6 ± 0.3	2.1 ± 0.7	0.0
Total	4.7 ± 1.2	6.5 ± 0.7	6.7 ± 2.2	1.6 ± 0.9

Los diámetros de los árboles aprovechados promediaron los 103 cm y fluctuaron entre los 75 y 160 cm. El área de la copa de los árboles de mayor tamaño puede alcanzar hasta 1500 m^2. Las alturas llegan a los 27 m.

Los bibosis crecen en suelos húmedos donde desarrollan sistemas radiculares extensos, pero superficiales. Las distintas especies de bibosis se asocian comúnmente con palmeras tales como *Attalea speciosa*, *Syagrus sancona*, *Astrocaryum* spp. y *Acrocomia* spp. Otras especies asociadas son *Cariniana* spp., *Pseudolmedia laevis, Spondias mombin, Platymiscium ulei, Phyllostylon rhamnoides, Capparis* spp., *Gallesia integrifolia, Calycophyllum spruceanum* y *Aspidosperma cylindrocarpon*.

Historia de Vida

Las plantas y árboles del género *Ficus* sólo pueden reproducirse si sus flores son polinizadas por avispas con las que viven en una relación de mutualismo y las cuales se crían entre su follaje. La fenología de florecimiento de dicho género consiste en que cada árbol produce cosechas definidas de flores con intervalos largos y regulares. Las especies del género *Ficus* producen una forma única de inflorescencia: el higo. Cientos de pequeñas flores se forman dentro del higo (también llamado sicono), que es esencialmente una esfera hueca. El tamaño del higo varía de una especie a otra, desde unos pocos milímetros hasta 20 cm (Compton et al. 1996). Los patrones de floreci- miento de *Ficus* son asincrónicos. La distribución de cosechas de flores a través del año no es uniforme, aunque

aparentemente cada árbol florece a su propio ritmo. Por consiguiente, se produce el florecimiento y la fructificación en las poblaciones durante todo el año, presentándose picos y bajas estacionales en el número de árboles que florecen y fructifican (Kjellberg 1989, Putz et al. 1995). Un estudio recientemente realizado por Thomson (1997) en la Isla Barro Colorado resalta la incidencia de asincronía entre bibosis estranguladores. Este proceso se atribuye al fenómeno de mosaico, en el cual distintas plantas de bibosi que han invadido a un huésped, posteriormente se juntan para conformar lo que parecería una sola planta, mientras que en realidad se trata de una combinación de individuos genéticamente dife- rentes. La asincronía en este caso es, en realidad, el florecimiento de distintos individuos a diferente tiempo. Sin embargo, la incidencia de este proceso es extremadamente rara.

A pesar de la asincronía general en la fenología de la producción de frutos, existe evidencia de sincronía en la fructificación de una especie de bibosi durante la época seca (Damstra et al. 1996). Sin embargo, Smith y Bronstein (1996) señalan que tres especies de bibosi de México, incluyendo *F. insipida, F. petiolaris* y *F. pertusa,* están menos sincronizadas en lugares secos que en lugares húmedos dentro de la misma población, posiblemente debido a la ruptura de la sincronía de la producción de frutos a nivel de individuos. Patel (1997) observó que las especies de bibosi de la India tienen picos de fructificación que coinciden con los picos de fructificación de otras especies en lugares preponderan- temente siempreverdes del bosque; pero, en lugares con mayor deciduidad los picos de fructificación de los bibosis estaban ligeramente desplazados con relación a otras especies. Se enfatiza que

el papel del bibosi como recurso clave posiblemente difiere entre bosques y depende de variables tales como densidad, diversidad y patrones de fructificación de las especies de bibosi, y territorialidad de frugívoros.

La polinización de las flores la efectúan las hembras de las avispas de las familias Agaonidae y Agoninae (Compton et al. 1996). La relación entre *Ficus* y sus polinizadores ha sido ampliamente estudiada y es un ejemplo de polinización mutualista obligada, específica a la especie (Kjellberg 1989). La avispa se beneficia con la producción de su progenie y el bibosi con la transferencia de material genético necesario para la producción de semillas cuando la avispa visita otros árboles. Estas avispas sólo pueden multiplicarse dentro de los siconos y casi cada especie de *Ficus* tiene su polinizador específico. Las avispas hembras fertilizadas y cargadas de polen entran a los siconos a través de un estrecho orificio de ingreso llamado ostíolo, el cual se cierra mediante brácteas superpuestas. Esto se produce cuando los siconos se encuentran receptivos. Se suponía que este período duraba sólo unos pocos días, pero investigaciones recientes han demostrado que puede extenderse por varias semanas por la ausencia de polinización (Anstett et al. 1996). Solamente las avispas específicas a la especie pueden entrar (Janzen 1979). Durante la fase femenina, las avispas ponen sus huevos en algunas flores femeninas y cada una de las larvas que se desarrolla lo hace a expensas de una semilla. Usualmente las avispas adultas mueren dentro del fruto (Anstett et al. 1997). Durante las siguientes semanas, las semillas y las larvas completan su desarrollo. Cuando ambas alcanzan la madurez, el fruto se encuentra en la fase masculina. Las larvas emergen como avispas adultas dentro del fruto y se reproducen, los

machos mueren y las hembras quedan cargadas de polen al salir de los siconos. Posteriormente buscan otro árbol que esté receptivo (con una cosecha de siconos en flor) y el proceso se inicia nuevamente. Se ha encontrado un número promedio de 2 avispas visitantes originales por sicono; si bien el rango es grande (0-13), uno se describe como normal y más de cuatro como excepcional (Janzen 1979). Un problema relacionado con esta forma de polinización, es que los bibosis sólo pueden reproducirse si son capaces de sustentar una población de polinizadores (Kjellberg 1989). Se supone que el tamaño mínimo viable de las poblaciones de bibosi debe ser grande, debido al escaso tamaño y distribución de las avispas polinizadoras. Bronstein et al. (1990) estiman que una población de tamaño crítico de *F. natalensis* debe ser de 95 individuos para sustentar a los polinizadores locales durante 4 años. Asimismo, especulan que podría necesitarse una población 2 a 3 veces mayor a la mencionada para la sostenibilidad, debido a la existencia de árboles masculinos y/o masculinos-femeninos estériles. Sin embargo, Nason et al. (1996) determinaron que las avispas de los bibosis pueden desplazarse rutinariamente por distancias de hasta 10 km en busca de árboles en flor. También debe señalarse que existen avispas parásitas no polinizadoras, las cuales aparentemente siguen el patrón específico a las especies de las avispas polinizadoras. Las avispas no polinizadoras pertenecen a varias familias y se conoce muy poco sobre su biología y su efecto sobre la producción de semillas del género *Ficus* (West et al. 1996).

La maduración de las semillas varía de una especie a otra. En un estudio realizado en la Isla Barro Colorado en Panamá, el lapso entre la primera aparición de frutos

receptivos y la formación de higos maduros fue de 5 semanas (Morrison 1975). La caída de los frutos se puede producir durante un período prolongado debido a la maduración gradual de los siconos. En un estudio realizado en México, la caída de frutos duró 52 días (Coates-Estrada 1986). El número de semillas por sicono también es variable, de 150 semillas por sicono en *F. microcarpa* a 6000 semillas por sicono en *F. pumila* (Hill 1967). Un conteo de semillas recolectadas en el suelo, debajo de un árbol de *F. gomelleira* que había terminado de florecer recientemente en Las Trancas, Lomerío reveló una abundancia promedio de 238.4 ± 97.8 semillas/m^2. Se colocaron trampas para semillas debajo de otro individuo al inicio de la caída de frutos. Esta finalizó casi por completo en una semana, alcanzando su pico en el cuarto día y promediando 126 semillas/m^2. Morrison (1975) calculó que cada bibosi en la Isla Barro Colorado producía alrededor de 200 000 ± 75 000 frutos por hectárea por año.

Una vez que las avispas han abandonado los frutos maduros, éstos se tornan dulces y suaves y los árboles dependen de los vertebrados para la dispersión de las semillas que los frutos contienen. En la sección sobre fauna se presenta una lista de las especies dispersoras, pero cabe señalar que los animales más citados al respecto son los murciélagos frugívoros del género *Artibeus*, los monos y los tucanes. La dispersión de semillas a través de frugívoros del dosel es muy importante. Los bibosis hemi-epífitos se establecen sobre ramas de las copas de árboles hospederos posteriormente a la dispersión. Por lo tanto, la dispersión mediante mamíferos terrestres que se alimentan de frutos caídos es útil para los bibosis que germinan en el suelo.

La germinación depende del micrositio donde se depositan las semillas y de la adhesión de las semillas a las ramas o las fisuras de la corteza. En un estudio efectuado en Venezuela, el árbol hospedero más común para los bibosis hemi-epífitos fue la palmera *Copernicia tectorum*, ya que casi la mitad de las palmeras estudiadas mantenía un bibosi, ya sea epífito o arraigado en el suelo. La morfología del tronco de las palmeras es muy apropiada para la germinación de semillas de *Ficus*, pues éstas pueden germinar fácilmente detrás de las bases de las hojas caídas. La materia que queda atrapada detrás de éstas provee un substrato rico en nutrientes para las semillas (Putz y Holbrook 1989). Los organismos procesadores de estiércol, por ejemplo coleópteros y dermápteros, buscan ávidamente la materia fecal o regurgitada que constituye el medio para las semillas cuando éstas son dispersadas. Por consiguiente las actividades de nidificación y forrajeo de estos organismos tienen un papel importante en las probabilidades de germinación del género *Ficus*, pues éstos pueden transportar fácilmente las semillas a otros lugares donde éstas podrán o no germinar (Coates-Estrada 1986). La latencia de las semillas puede durar varios meses (Janzen y Vásquez-Yañes 1990). En un estudio realizado en Africa (Compton et al. 1996), se determinó que las hormigas, los mamíferos terrestres y las aves tienen un papel importante en la dispersión de semillas de bibosi, pero las aves dispersan más de un 50% de los frutos. Las aves también llevan las semillas a mejores micrositios. En una prueba de germinación llevada a cabo en las Filipinas (Utzurrum y Heideman 1991), 91% de las semillas recolectadas en excrementos de murciélagos germinaron en comparación

con 48% de las recolectadas en materia regurgitada por murciélagos y 57% de siconos maduros. Compton et al. (1996) determinaron que las semillas de bibosi defecadas por aves germinaban con mayor rapidez que las semillas testigo. Por consiguiente, el éxito para la germinación depende, en gran parte, del método de dispersión. Las semillas de los bibosis hemi-epífitos están cubiertas por una capa viscosa que inhibe la germinación hasta que ésta se descompone por la acción bacteriana (Ramírez 1976).

Hill (1976) estima que en su mayoría los *Ficus* alcanzan la madurez reproductiva a los 10-20 años y viven 100 ó más años. Se conoce muy poco sobre la supervivencia y el crecimiento inicial de este género, debido a su compleja historia natural.

Reacción a la Competencia y Perturbación

Tanto los bibosis higuerones como matapalos no toleran la sombra (Milton et al. 1982, Michaloud y Michaloud-Pelletier 1987, Gautier-Hion y Michaloud 1989, Mckey 1989). La escasez de regeneración en los bosques cerrados de Bolivia indica que los bibosis pueden requerir perturbaciones periódicas para el inicio de la regeneración de las formas con sistema propio de sustento. Las formas matapalos dependen menos de las perturbaciones, ya que pueden germinar en ambientes de alta luminosidad en el dosel y posteriormente producir raíces que se conecten con el suelo.

Pese a la percepción de los bibosis como habitantes de bosques no intervenidos, éstos parecen colonizar fácilmente áreas que se caracterizan por la gran disponi- bilidad de luz y las perturbaciones del suelo (ver requerimientos para la regeneración). Aparentemente, los

bibosis pueden tolerar las inundaciones temporales, pues se han observado poblaciones considerables de formas tanto epífitas como con sistema propio de sustento en los bosques estacionalmente inundados ubicados alrededor del Río San Martín en Oquiriquia (Cuadro 1). Los bibosis parecen no rebrotar de los tocones cortados, por lo menos los árboles adultos y las plantas recién germinadas.

Los bibosis tienen corteza delgada lo cual los hace susceptibles a los daños o la mortandad a causa del fuego. Las observaciones realizadas en áreas incendiadas y no incendiadas en la concesión forestal La Chonta en Santa Cruz indican que la mortandad de bibosis maduros es mayor en las áreas incendiadas. Asimismo, los daños causados por el fuego generalmente conllevan a infecciones por hongos, las cuales a su vez pueden matar a los árboles o inutilizarlos para la explotación maderera. Putz y Susilo (1994) determinaron que los bibosis hemi-epífitos pueden desarrollar nuevas conexiones radiculares con el suelo si el fuego destruye las raíces que han llegado a éste.

Plagas y Patógenos

Aparentemente los bibosis no son hospederos de un gran número de plagas y patógenos. Los cerambícidos barrenadores pueden causar daños en las ramas delgadas y las pudriciones causadas por hongos pueden atacar la albura, disminuyendo considerablemente la madera disponible para el aprovechamiento. Existen por lo menos 17 especies de gorgojos del género neotropical *Ceratopus* cuyas larvas se alimentan de los higos casi maduros; éstos

Escarabajo de la Familia
Cerambycidae (Arcusinus sp.).

parecen no presentarse en las especies de *Ficus* que tienen frutos pequeños y en las de bosques deciduos y hábitats ribereños. Los insectos de la familia Lygaeidae son el principal depredador de frutos de bibosi, aparte de las avispas. Otras plagas de insectos incluyen el escara- bajo *Carpophilus hemipterus* y las mariposas nocturnas de los géneros *Ephestia* y *Plodia* (Janzen 1979).

Valor para la Fauna Silvestre

Los bibosis poseen un nivel bajo de compuestos secundarios y otras toxinas (Janzen 1979) y contienen cantidades moderadas de nutrientes tales como proteínas (6.25%), lípidos (7.7%), carbohidratos solubles (52.3%) y energía metabolizable (13.3 kJ). El contenido de fibra de los frutos de los bibosis es relativamente alto (25.6%) (Coates-Estrada y Estrada 1986). Por lo tanto, los frutos de estos árboles son una fuente nutritiva importante para varias formas de fauna. En un estudio efectuado por Terborgh (1983) en la Amazonia, se estimó que los frutos de bibosi mantienen a un 40% de la biomasa total de frugívoros en dicha área. Janzen (1979) sugiere que en un bosque típico de tierra firme con un complemento normal de 5 a 10 especies de *Ficus*, todas las especies de vertebrados terrestres frugívoros, herbívoros y omnívoros se alimentan de alguna especie de bibosi durante alguna época del año. Este mismo autor señala que los bibosis conforman la mayor parte de la dieta de más especies de animales que cualquier otro género de frutos silvestres tropicales perennes. La mayoría de las especies que visitan los árboles de *Ficus* se describen como gene- ralistas.

En contraste con la evidencia resumida en el párrafo anterior, un estudio llevado a cabo en Gabón, Africa (Gautier-Hion y Michaloud 1989) concluye que las especies de bibosi no parecen ser importantes para monos, otros mamíferos y aves grandes. Según las conclusiones del estudio, los bibosis son una fuente importante de alimentación sólo para los murciélagos. Una explicación de este hecho sería que las especies de *Ficus* estaban poco representadas en el sitio de estudio en comparación con otras áreas. El sitio ofrecía un gran espectro de especies productoras de frutos debido a una mayor riqueza de especies vegetales y a un número mayor al promedio de árboles por hectárea. Esto subraya el concepto de que el uso de las especies de *Ficus* depende de la densidad de especies de este género en cada área. Asimismo, se relaciona con la densidad de otros árboles productores de frutos y su comportamiento de fructificación.

Las especies de aves y mamíferos que consumen frutos de bibosi generalmente actúan como dispersores, transportando las semillas a otros árboles donde se alimentan, refugian o duermen (Todzia 1986). Este comportamiento puede explicar el hecho de que las palmeras del género *Attalea* sirvan como hospedero a plantas del género *Ficus* pero no a otras hemi-epífitas. Los murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* parecen ser el agente dispersor más importante de las especies de *Ficus* del sitio de estudio de la Isla Barro Colorado. Se supone que los murciélagos duermen en las frondas de las palmeras, donde las semillas de *Ficus* encuentran un lugar ideal para establecerse, debido a la abundancia de residuos de hojas y humedad que existe en la base de las hojas. Ciertas especies de murciélagos frugívoros de las Filipinas

se desplazan por lo menos 12 km durante una noche para visitar distintos bibosis con frutos, facilitando por consiguiente la dispersión a larga distancia de las semillas de estas plantas (Utzurrum y Heideman 1991). En un caso particular de uso de redes para atrapar murciélagos en Bolivia, se registraron pocas capturas hasta que las redes fueron colocadas debajo de un bibosi con frutos (D. Rumiz, observación personal). El consumo de frutos de bibosi puede variar según la estación. Por ejemplo, Galetti y Pedroni (1994) señalan que en el Brasil los monos de la especie *Cebus apella* se alimentan de frutos de *Ficus* con mayor frecuencia durante la época seca, cuando los frutos de otras especies de árboles escasean.

Los estudios de las dietas de aves del Viejo (Terborgh y Diamond 1970) y Nuevo Mundo (Snow y Snow 1971) muestran que los frutos de los bibosis son consumidos por varias especies de estos animales. En un lugar de estudio en México, se observó que los tucanes (*Ramphastos sulphuratus* y *Pteroglossus torquatus*) consumieron la mayor parte del volumen de siconos de un bibosi estrangulador. Lambert (1989) observó 60 especies de aves que se alimentan de 29 especies de bibosi. Coates-Estrada y Estrada (1986) hallaron 14 especies de aves, 4 mamíferos no voladores y 2 especies de murciélagos alimentándose de una sola especie de bibosi estrangulador en un bosque húmedo de Méjico. De la producción total de frutos, un 45% fue extraído por mamíferos, un 13% por aves y un 42% cayó al suelo. Ciertas especies de aves observadas alimentándose de siconos mostraron adapta- ciones en la morfología del pico o digestivas para la trituración de semillas, ej. *Columba nigrirostris* y *Caryothraustes poliogaster* (Coates-Estrada y Estrada 1986), pero esto no se aplica a todas las especies. Por lo

menos una especie de ave, *Opisthocomus hoatzin*, ha sido observada alimentándose de hojas de bibosi, específicamente *F. trigona* en las orillas del Río San Martín. Lambert (1989) determinó que el tamaño de los frutos de bibosi es una característica clave que determina su consumo, ya que las aves pequeñas se alimentan de frutos pequeños y las grandes de frutos de mayor tamaño.

Se ha observado que los frutos de bibosi constituyen la mayor proporción de los frutos que forman la dieta de los monos manechi (*Alouatta palliata*) en Panamá (Milton 1980) y también que estos animales se alimentan de higos inmaduros, actuando por lo tanto como depredadores de semillas (Janzen 1979). Otras especies de mamíferos que se han observado alimentándose de frutos de bibosi son *Didelphis marsupialis*, *Artibeus* spp., *Sciurus deppei*, *Bassariscus semichrasti* (Coates-Estrada y Estrada 1986); *Dasyprocta punctata*, *Pecari tajacu*, *Potos flavus* y *Nasua narica* (Kalbo et al. 1996).

En Bolivia, se conoce que un gran número de especies de la fauna se alimenta de frutos de bibosi (Cuadro 2).

Cuadro 2. Animales que se alimentan de frutos de bibosi en Bolivia

	Especie de bibosi	Lugar	Referencia
Mamíferos			
Agouti paca	*F. gomelleira* y *F. pertusa*	Lomerío	R. Aguape (1997)
	F. glabrata	Oquiriquia	T.S. Fredericksen
Alouatta caraya	*F. glabrata*	La Chonta	D. Rumiz
Alouatta seniculus	*F. glabrata*	La Chonta	" "
Aotus azarae	*F. trigona*	La Chonta	" "
Ateles belzebuth	*F. glabrata*	La Chonta	N. Rocha
Callithrix argentata	*F. gomelleira*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Cebus apella	*F. gomelleira*	Lomerío	R. Aguape (1997)
	F. glabrata	La Chonta	D. Rumiz
Coendou prehensilis	*F. gomelleira*	Lomerío	" "
Eira barbara	*F. gomelleira y F. pertusa*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Mazama gouazoubira	*F. gomelleira* y *F. pertusa*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Nasua nasua	*F.* spp.	Río Negro	" "
Potos flavus	*F.* spp.	Río Negro	" "
Priodontes maximus	*F.* spp.	Río San Pablo	L. Painter and R. Wallace

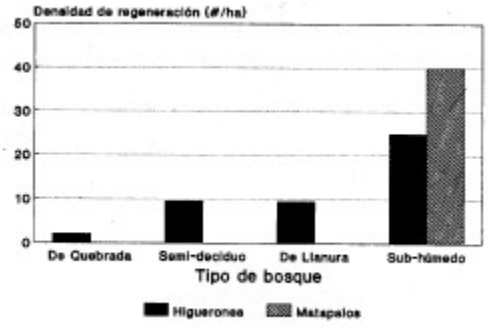
	Especie de bibosi	Lugar	Referencia
Mamíferos			
Procyon cancrivorus	*F. gomelleira*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Saimiri boliviensis	*F*. spp.	L. Pajaral	D. Rumiz
Tapirus terrestris	*F. gomelleira*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Tayassu tajacu	*F. gomelleira*	Lomerío	R. Aguape (1997)
Trichomys aperoides	*F. pertusa*	Lomerío	D. Rumiz
Aves			
Amazona farinosa	*F*. spp.	Río Negro La Chonta	D. Rumiz T.S. Fredericksen
Ara ararauna	*F*. spp.	Río Negro	" "
Ara severa	*F*. spp.	Río Negro	" "
Brotogeris cyanoptera	*F. glabrata*	La Chonta	B. Flores T.S. Fredericksen
E. aurantiatrocristatus	*F. trigona*	La Chonta	" "
Cacicus cela	*F. trigona*	La Chonta	T.S. Fredericksen
Cyanocorax cyanomelas	*F. gomelleira*	Lomerío	B. Flores y N. J. Fredericksen
Cyanocorax chrysops	*F. gomelleira*	Lomerío	" "
Hemithraupis guira	*F. trigona*	La Chonta	" "
	Especie de bibosi	Lugar	Referencia

Aves			
Penelope spp.	*F*. spp.	L. Pajaral	D. Rumiz
Pionus menstruus	*F. eximia* *F. trigona*	Lomerío La Chonta	B. Flores y N. J. Fredericksen, T.S. Fredericksen
Pipile pipile	*F*. spp. *F. trigona*	L. Pajaral La Chonta	D. Rumiz T.S. Fredericksen
Pteroglossus castanotis	*F. gomelleira* *F. trigona*	Lomerío La Chonta	B. Flores y N. J. Fredericksen T.S. Fredericksen
Tangara chilensis	*F. trigona*	La Chonta	B. Flores T.S. Fredericksen
Tangara mexicana	*F. trigona*	La Chonta	B. Flores N.J. Fredericksen
Turdus amaurochalinus	*F. trigona*	La Chonta	T.S. Fredericksen

Implicaciones para el Manejo

Regeneración y Requerimientos para la Sucesión

Se considera que la regeneración de árboles de este género es un problema para el manejo. Generalmente, la regeneración de bibosis higuerones es muy escasa en zonas donde se encuentran árboles maduros de estas especies en Bolivia. Por ejemplo, se registraron menos de 15 brinzales de bibosi higuerón en Lago Rey, Santa Cruz, y ningún latizal o fustal (José Carlos Herrera, datos sin publicar). El reclutamiento de brinzales y plantines debe ser suficiente para reemplazar los árboles aprovechados, así como aquellos que desaparecen debido a la mortandad natural. En los distintos bosques observados en el presente estudio, la densidad de brinzales fue mayor en el tipo de bosque subhúmedo y menor en los bosques de galería (Figura 2). Se encontró regeneración de bibosis



higuerones sólo en el sitio subhúmedo. En dicho lugar, la regeneración tendía a presentarse en manchas que fluctuaban entre los 4 y 13 individuos dentro de un área de aproximadamente 5 m^2. Estas manchas se encontraban, en general, en áreas de cobertura intermedia del dosel (promedio 66%, fluctuando de 38 a 83%). Casi todas las manchas mostraban evidencia de perturbaciones recientes del suelo (ej. montículos causados por la caída de árboles, orillas de caminos madereros, pistas de arrastre).

Una cantidad significativa de la regeneración de bibosis matapalos e higuerones germina en los troncos o ramas de árboles, donde las semillas son depositadas por frugívoros, encontrándose muchas de éstas en la base de hojas de palmeras. Sin embargo, una porción considerable de los brinzales de bibosi higuerón germina en substratos de tierra, si bien algunos pueden nacer sobre troncos podridos. Por lo tanto, parecería que la regeneración de bibosis, especialmente de las especies de higuerones, aumenta con las perturbaciones causadas por el aprovecha miento, quizás debido a la mayor disponibilidad de luz en el sotobosque, la perturbación del suelo o ambas. La regeneración de bibosis, tanto matapalos como higue-rones, tiende a producirse en manchas, a menudo en o cerca de claros o caminos donde la disponibilidad de luz es alta y se han producido movimientos de tierra, quizás creando condiciones para una mayor germinación de semillas y menor competencia para los plantines. En varios estudios (Corner 1958, Milton et al. 1982, Gautier-Hion y Michaloud 1989) se citan altas densidades de varias especies de bibosi en hábitats de sucesión temprana. En su estudio de bibosis en los bosques de la Costa de Marfil, Michaloud y Michaloud-Peletier (1987) determi-

naron que el acceso a la luz es el factor más importante para el establecimiento de bibosis hemi-epífitos. Si bien las densidades de bibosis adultos son menores en el bosque sub-húmedo de La Chonta, es aparente que el reclutamiento en dicho lugar es mucho más alto comparado con otros sitios, quizás debido a perturba- ciones recientes causadas por el aprovechamiento y los incendios. Los problemas de la regeneración de bibosi en áreas aprovechadas pueden ser mayores para las especies matapalos, si el aprovechamiento es intenso y se cortan demasiados árboles hospederos. Sin embargo, el período de escasez de hospederos será sólo temporal y la disponibilidad de éstos aumentará con la sucesión natural de los bosques.

El dejar árboles semilleros es una práctica común recomendada para el manejo de bosques naturales y ciertamente es importante, tanto para brindar una fuente de semillas para la regeneración, como para mantener la integridad de las avispas polinizadoras de los bibosis. En vista de que los árboles maduros de bibosi tienden a presentarse en manchas en el bosque sub-húmedo del presente estudio, se recomienda dejar por lo menos un 20% de los árboles en cada mancha. Sin embargo, debido a que las semillas son distribuidas por polinizadores de amplio alcance, tales como murciélagos (Janzen 1979), la distribución de semillas no sería un problema de impor- tancia. Además, una recomendación clave sería mantener una proporción substancial de bosque como áreas de reserva, para asegurar la protección de estas especies, según lo establece la Ley 1700 (Tierras de Protección, Capítulo II).

Recolección y Almacenamiento de Semillas

La recolección y el almacenamiento de semillas son labores difíciles. Como consecuencia de que las poblaciones de bibosi fructifican asincrónicamente y la fructificación de árboles individuales es difícil de predecir, la recolección de semillas de árboles con fustes bien formados es difícil de planificar. No obstante, debido a que ciertos árboles siempre tienen frutos, la recolección de éstos está menos limitada a épocas específicas. El almacenamiento de semillas es problemático ya que los siconos son altamente susceptibles a la pudrición causada por hongos. Es necesario extraer las semillas de los frutos, limpiarlas y almacenarlas en un lugar seco. El escaso tamaño de las semillas presenta problemas de manipulación. Además, la regeneración artificial mediante la dispersión de semillas o plantines se complica por el hecho de que éstas necesitan ser escarificadas antes de la germinación.

Valor Económico

El aprovechamiento de bibosi se complica debido a varios factores que disminuyen el valor económico de los fustes. Es raro que los bibosis presenten una forma del fuste adecuada para el aprovechamiento. Por ejemplo, en la concesión forestal La Chonta, un examen del estado y la forma de los árboles no aprovechados indicó que la mitad de éstos presentaba mala formación del fuste, incluyendo aletones de gran altura, ramas bajas y bifurcación del tronco, lo que evitaría la extracción de

madera aserrada comercializable. Otro 24% de los árboles no aprovechados mostraba evidencia de pudrición. Sólo un 13% de los árboles se encontraba sobre el diámetro mínimo de corta (70 cm) y presentaba buena forma y condición para el aprovechamiento. Otro 13% de los árboles no aprovechados era apto para la explotación, excepto que se encontraba por debajo del diámetro mínimo de corta. Posiblemente, gran parte de las deficiencias de forma y la pudrición observadas en esta zona de estudio se debe a daños causados por el fuego. Por esta razón, se extrajo un 55% de los árboles potencialmente aprovechables durante la última cosecha realizada en La Chonta. La contaminación y pudrición de las troncas y la madera aserrada es también un problema. Las troncas deben ser procesadas rápidamente y tratadas con productos químicos que eviten la descomposición.

Sistemas Recomendados para el Aprovechamiento y la Silvicultura

Aparentemente la regeneración de bibosis requiere ambientes con alta luminosidad y ciertas perturbaciones del suelo. Por lo tanto, el género *Ficus* estaría adaptado a ciertos tipos de aprovechamiento por grupos o manchas, en vez de la extracción selectiva. La corta a tala rasa o de alta intensidad no es recomendable para el bibosi. Sin embargo, es importante mantener un número relativa- mente alto de árboles adultos semilleros, ya que los polinizadores dependen de la existencia de una fuente continua de árboles con frutos y sin estos polinizadores, no existirán semillas viables para la regeneración. Un sistema recomendable para el aprovechamiento de bibosi podría ser selección en grupos (Fredericksen *et al.*1998).

Potencial para el Manejo Sostenible

La determinación de las abundancias (densidades) aprovechables y no aprovechables de bibosi, la disponibilidad de especies alternativas productoras de frutos, la abundancia de regeneración de brinzales y los registros sobre los niveles actuales de aprovechamiento del género, brindan una evaluación preliminar de la sostenibilidad potencial del aprovechamiento maderero de bibosi en Bolivia.

La densidad de bibosi en los tipos de bosque estudiados en Bolivia fluctúa entre 3.3 y 9.8 árboles por hectárea. Las densidades son mayores en los bosques de llanura aluvial, mayormente debido a la gran abundancia de *F. trigona*, especie que también es dominante en suelos similarmente inundados en el Perú (Janson y Emmons 1990). La mayoría de las especies de bibosi tiende a ser más abundante en suelos ricos (Gentry 1990), lo cual explicaría la relativamente baja abundancia de bibosis en los bosques sub-húmedos, donde los suelos, en general, son altamente lixiviados y lateríticos, en comparación con otros sitios. La alta abundancia relativa de las formas matapalos en todos los sitios indica que una proporción significativa de bibosis quedará en el bosque posterior- mente al aprovechamiento, debido a que éstos árboles generalmente son huecos y por lo tanto no aptos para el uso maderable.

Sin embargo, el bosque sub-húmedo es notable por su alta proporción de bibosis higuerones. Todos los sitios, con la excepción del sitio sub-húmedo, mostraron una mayor densidad de formas matapalos que de higuerones.

La mayor proporción de bibosis higuerones en este tipo de bosque puede estar relacionada con el historial de mayor perturbación (incendios, aprovechamiento) de la zona, ya que estos árboles tienden a aumentar su abundancia con relación a las formas hemi-epífitas en áreas intervenidas y/o abiertas, con mayor disponibilidad de luz (Milton et al. 1982, Gautier-Hion y Michaloud 1989, McKey 1989), aunque la densidad de ciertas especies matapalos es también alta en hábitats abiertos, tales como sabanas (Putz y Holbrook 1989). La densidades de bibosi registradas en el presente estudio son iguales o mayores que las reportadas en otros lugares de América tropical (Todzia 1986, Hubbell y Foster 1986). Sin embargo, las densidades combinadas de bibosi del presente estudio son relativamente bajas en comparación con las de otros árboles productores de frutos tales como *Attalea phalerata*, *Centrolobium microchaete*, *Syagrus sancona* y *Spondias mombin*, registradas en sitios específicos.

Se han registrado densidades considerables de bibosis higuerones en tres tipos de bosque (Cuadro 1), pero sólo *F. glabrata* presenta una forma del fuste suficientemente recta (con largos > 3 m) como para permitir el aprovecha miento económicamente viable. Si bien los bibosis matapalos están presentes en todos los tipos de bosque, es poco probable que alguna de estas especies sea aprove chada ya que debido a su crecimiento alrededor de los árboles hospederos, sus fustes son huecos. Sin embargo, algunos árboles de la especie *F. gomelleira* forman ocasionalmente segmentos considerables de fuste sólido, cuando el árbol hospedero es lo suficientemente pequeño como para ser dominado por el bibosi y este último adquiere la forma de árbol con sistema propio de sustento con un tronco sólido. No obstante, con esta excepción, el

Para aprovechar los bibosis higuerones es necesario cortar aletones que alcanzan, en ciertos casos, hasta 4 metros de diámetro.

aprovechamiento sostenible de bibosis en los bosques de galería de Las Trancas y el bosque semi-seco de Oquiriquia no sería un problema debido a la ausencia de bibosis aprovechables. Por lo tanto, las dudas sobre la

sostenibilidad del aprovechamiento deberán aclararse en los sitios donde se encuentra la especie *F. glabrata*. En los bosques de llanura aluvial de Oquiriquia, *F. glabrata* constituye sólo un 15% de la población de bibosis higuerones y sólo un 3.4% del total de bibosis. Es, por lo mismo, improbable que la desaparición de *F. glabrata* cause una disminución significativa en la disponibilidad de alimento para la fauna, si bien quedarían sin responder las dudas sobre la densidad mínima de árboles semilleros que debería respetarse para mantener el tamaño mínimo viable de la población. De todos los bosques estudiados en el presente trabajo, el tema del aprovechamiento es más importante en el bosque sub-húmedo de La Chonta, donde existe una población significativa de bibosis aprovechables.

En dicho bosque, los bibosis higuerones constituyen más de la mitad de la población de este género además del mayor volumen en pie con respecto a otras especies de árboles (BOLFOR, datos sin publicar). Por lo tanto, existe el potencial de eliminación de una gran parte del recurso alimenticio de la fauna en dicha concesión. Sin embargo, debido a la mala formación del fuste en la especie, sólo la mitad de los individuos tendría valor económico. Es posible cortar los aletones de los árboles grandes, los cuales llegan a tener 4 m de diámetro en la base, pero las ramas bajas y las bifurcaciones del fuste son comunes en esta especie, lo cual disminuye o anula el largo disponible para el aserrío. Además, una cuarta parte de las troncas

disponibles muestreadas presentó indicios claros de pudrición del tronco, incluyendo heridas, huecos y termiteros. La alta incidencia de pudrición del tronco se puede atribuir a los incendios recientes que causaron grandes daños a los árboles de La Chonta (Pinard et al., en prensa). Los motosierristas evitan la corta de árboles con señales de pudrición, aunque se han observado varios bibosis derribados que se abandonaron en el bosque debido a que no se descubrió la pudrición hasta después de haberlos cortado. Sería recomendable aplicar alguna forma de inspección de troncas, tal como la toma de muestras con barreno, previa al aprovechamiento de bibosis, para evitar los costos económicos y ecológicos de la corta de árboles no utilizables. Finalmente, otro 13% de los árboles no es aprovechable debido a que está debajo del diámetro mínimo de corta, el cual parece haber sido respetado en este lugar. Existe, por consiguiente, sólo un porcentaje reducido de árboles aprovechables en este bosque y la sostenibilidad del bibosi para mantener poblaciones viables o proveer alimento para la fauna silvestre no sería un problema gracias al bajo porcentaje de troncas con madera aprovechable. Además, si bien la distribución diamétrica está sesgada hacia árboles de gran tamaño, lo cual causa ciertas preocupaciones sobre la disponibilidad de madera a largo plazo, existe una densidad similar de árboles aprovechables debajo del diámetro mínimo de corta que podrán ser reclutados a las siguientes clases aprovechables para el próximo ciclo de corta.

Los problemas relacionados con la sostenibilidad del aprovechamiento en este sitio probablemente se refieren en mayor grado al abastecimiento a largo plazo de fustes aprovechables y los daños secundarios producidos por la

corta de árboles gigantescos con diámetros de copa de 30 m o mayores. El tamaño de los bibosis aprovechados está restringido por ley a daps mayores a los 70 cm y por la dificultad del aserrío de troncas con diámetros mayores a los 2 m. En el aprovechamiento efectuado en este sitio sub-húmedo ya se ha extraído más de la mitad de los árboles sanos en esta categoría; debido a la distribución sesgada hacia árboles de gran tamaño, quedaría en duda el reclutamiento de árboles sanos a las clases de tamaño aprovechable más allá de la próxima zafra. La corta de bibosis grandes también requerirá el empleo de motosierristas capacitados en técnicas de corta direccional para reducir el daño a los árboles circundantes.

La disponibilidad de frutos alternativos parece alcanzar su máximo en todos los sitios durante fines de la época seca y principios de la lluviosa (octubre - marzo). La excepcional abundancia de palmeras, especialmente *Attalea phalerata*, en los bosques de galería y de palmeras y *Spondias mombin* en el bosque de llanura aluvial, es la causa de la mayor abundancia de frutos alternativos en los tipos de bosque ubicados cerca de fuentes permanentes o estacionales de agua (Fredericksen et al., en proceso de revisión). Sin embargo, las generalizaciones sobre la disponibilidad de frutos no solucionan los requerimientos particulares de las especies de la fauna que necesitan tipos específicos de frutos para satisfacer sus necesidades dietéticas.

Sin embargo, varios sitios en Bolivia muestran una baja estacional en la disponibilidad de frutos durante el inicio de la época seca (mayo), lo que indica que los bibosis podrían ser recursos clave para ciertos individuos. Esto coincide con observaciones hechas por Foster (1982)

y Windsor et al. (1989) en la Isla Barro Colorado en Panamá, en las que se determinó que los bibosis son parte de los escasos recursos alimenticios disponibles para la fauna a fines de la época de lluvias. Aparte de este período de baja disponibilidad de frutos, los tipos de bosque semi-seco y sub-húmedo tienen períodos de seis meses en los que existen menos de 5 árboles con frutos por hectárea. No obstante, a pesar de la fenología de fructificación de los bibosis, la densidad de éstos y la proporción de individuos con frutos durante este período de escasez, debe ser lo suficientemente alta como para satisfacer la demanda de la fauna. En el estudio realizado en Gabón por Gautier-Hion y Michaloud (1989), éstos concluyen que a pesar de la presencia continua de bibosis con frutos, las densidades y proporciones de fructificación probablemente son demasiado bajas como para representar un recurso significativo para la mayoría de la fauna, exceptuando ciertas especies de amplio alcance, tales como los murciélagos.

Los relevamientos fenológicos efectuados por Justiniano (en revisión) en Las Trancas indican que la fructificación de los bibosis es asincrónica, con una fructificación simultánea de aproximadamente un 9% de los árboles de las especies *Ficus pertusa* y *Ficus gomelleira*, existiendo densidades de 0.42 árboles con frutos por hectárea. Esta abundancia de bibosis con frutos podría tener importancia ya que se han observado meses en los que no existe disponibilidad de otras especies con frutos. Un relevamiento preliminar de individuos con frutos realizado en el bosque sub-húmedo de La Chonta en mayo de 1997 (durante el punto mínimo de abundancia de frutos alternativos) indicó que 15% de los bibosis con sistema propio de sustento y 5% de las formas estranguladoras contaba con frutos maduros. Estos porcentajes representan

Troncas de Ficus glabrata en el aserradero. Estas deben ser procesadas rápidamente para evitar el ataque de hongos.

densidades de 0.26 y 0.08 árboles de bibosi con frutos por hectárea, lo cual correspondería a una tercera parte de la densidad total de especies alternativas con frutos registrada en mayo (1.0 árboles/ha). Por consiguiente, a pesar de su hábito de fructificación asincrónica, los bibosis podrían no representar un recurso tan importante para la fauna durante períodos de escasez en este bosque.

Además de la disponibilidad de árboles con frutos, es importante reconocer que otras plantas aparte de los árboles constituyen un importante recurso alimenticio para la fauna. Por ejemplo, Aguape (1997) determinó que la bromeliácea terrestre *Pseudoananas sagenarius* (garabatá) ocupa el quinto lugar en importancia para la fauna, tomando en cuenta todas las plantas de los bosques secos de Lomerío; conclusión basada en observaciones de la fauna y el número de semillas halladas en los contenidos estomacales y heces de animales que se alimentan de frutos. Del mismo modo, en un estudio realizado en Oquiriquia, Sainz (1997) determinó que las lianas del género *Combretum* son un recurso crítico para la fauna arbórea durante los períodos de escasez de frutos.

Dadas las bajas densidades e importancia para la fauna, el aprovechamiento de bibosis deberá ser controlado cuidadosamente. Además, debido a que las concesiones madereras cuentan con disitintas densidades de bibosi y composiciones de especies, es importante que se realicen evaluaciones -caso por caso- del impacto del aprovechamiento de estos árboles.

Bibliografía

Aguape, R.A. 1997. Frutos del bosque ribereño de Lomerío y su importancia para la fauna silvestre, Santa Cruz-Bolivia. Tesis, Universidad Autonoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia.

Anstett, M-C., M. Hossaert-McKey, and D. McKey.1997. Modeling the persistence of small populations of strongly interdependent species:figs and fig wasps. Conservation Biology. 11:204-213.

Anstett, M. C., Kjellberg, F. and Bronstein, J. L. 1996. Waiting for wasps: consequences for the pollination dynamics of Ficus pertusa L. J. Biogeog. 23:459-466.

Berg, C.C. 1989. Classification and distribution of Ficus. Exper. 45:605-611.

Berg, C.C., M. V. Avila, and F. Kooy. 1984. Ficus species of Brazilian Amazonia and the Guianas. Acta. Amaz. 14:159-194.

Borges, R.M. 1993. Figs, Malabar giant squirrels, and fruit shortages within two tropical indian forests. Biotrópica. 25:183-190.

Bronstein, J.L., P.-H. Gouyon, C. Glidden, F. Kjellberg, and G. Michaloud. 1990. The ecological consequences of flowering asychrony in monoecious figs: a similation study. Ecology. 71:2145-2156.

Coates-Estrada, R. and Estrada, A. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical. Ecology. 2:349-357.

Compton, S. G., Wiebes, J. T. And Berg, C. C. 1996. The biology of fig trees and their associated animals. J. Biogeog. 23:405-407.

Corner, E.J.H. 1958. An introduction to the distribution of Ficus. Reinwardtia 4:325-355.

Cornejo, J.C. 1993. Moraceae. PP. 538-558 En T.J.Killeen, E. García, and S.G. Beck (eds.), Guía de Arboles de Bolivia. Herbario de la Historia Natural Noel Kempff Mercado and The Missouri Botanical Garden.

Damstra, K.S.T., S. Richardson, and B. Reeler. 1996. Syncronized fruiting between trees of Ficus thonningii in seasonally dry habitats. J. Biogeog. 23:495-500.

Foster, R.B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. PP. 201-212 In The Ecology of a Tropical Forest, E.G. Leigh, A.S. Rand, and D.M.Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Fredericksen, T.S. 1998. Limitaciones del aprovechamiento selectivo de baja intensidad para el manejo forestal sostenible en el trópico. Documento Técnico, Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.

Fredericksen, T.S., D. Rumiz, M.J. Justiniano, and R. Aguape. En redacción. Harvesting Free-Standing Fig Trees for Timber in Bolivia: Potential Implications for Sustainability.

Galetti, M. and F. Pedroni. 1994. Seasonal diet of the capuchin monkeys (Cebus apella) in a semi-deciduous forest in southeast Brazil. J. Trop. Ecol. 10:27-39.

Gautier-Hion, A. and G.Michalaud. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorus vertebrates? Ecol. 70:1826-1833.

Gentry, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. PP. 141-160 En Four Neotropical Forests, A.H. Gentry (ed.). Yale University Press, New Haven, Conn.

Hill, D. S. 1967. Fig-wasps (Chalcidoidea) of Hong Kong: Hong Kong Uni. Press. 130 pp.

Hill, D. S. 1976. Figs (Ficus spp.) And fig-wasps (Chalcidoidea) . J. Nat. Hist. 1. 413-434.

Hubbell, S.P. and R.B. Foster. 1986. Commoness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. PP. 205-231 En Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. M.E. Soule, (ed.). Sinauer, Sunderland, Mass.

Janson, C.H. and L.H. Emmons. 1990. Ecological structure of the non-flying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. PP. 314-338 En Four Neotropical Forests, A.H. Gentry (ed.). Yale University Press, New Haven, Conn.

Janzen, D.H. 1979. How to be a fig. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:13-51.

Janzen, D.H. and C. Vázquez-Yanes. 1990. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. PP. 137-157 In Rain Forest Regeneration and Management. Gómez-Pompa, A., T.C. Whitmore, and M. Hadley. UNESCO and Parthenon Publishing, Paris.

Justiniano, M.J. En revisión. Comportamiento fenológico de especies maderables en un bosque semideciduo pluviestacionaal de Santa Cruz, Bolivia. Ecol. Cons. Bol.

Kalko, E. K. V., Herre, E. A. and Handley, C. O. Jr. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. J. Biogeog. 23:565-567.

Lambert, F. 1989. Fig-eating birds in a Malaysian lowland rain forest. J. Trop. Ecol 5:401-412.

Lambert, F.R. and A.G. Marshall. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed Ficus in Malaysian lowland rain forest. J. Ecol. 79:793-809.

Leighton, M. and D.R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to the fruiting seasonality within a Bornean rain forest. PP. 181-196 In Tropical Rain Forest Ecology and Management. S.I. Sutton, T.C. Whitmore,

and A.C. Chadwick, (eds). Blackwell Scientific, London. McKey, D. 1989. Population biology of figs: applications for conservation. Exper. 45:661-673.

Michaloud G. and S. Michaloud-Pelletier. 1987. Ficus hemi-epiphytes (Moraceae) et arbres supports. Biotrop. 19:125-136.

Milton, K., D.M. Windsor, D.W. Morrison, and M.A. Estribi. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical Ficus species. Ecol. 63:752-762.

Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. - Columbia Uni. press, NY.

Morrison, D. W. 1975. The foraging behavior and feeding ecology of a neotropical fruit bat. Ph.D. thesis. Cornell Univ., Ithaca. 94pp

Nason, J.D., E.A Herre, and J.L. Hamrick. 1996. Paternity analyis of the breeding structure of strangler fig populations: evidence for substantial long-distance wasp dispersal. J. Biogeog. 23:501-512.

Navarro, G. 1995. Clasificación de la vegetación de Lomerío en el Departamento de Santa Cruz, Bolivia. Doc #10, Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.

Patel, A. 1997. Phenological patterns of Ficus in relation to other forest trees in southern India.J. Trop. Ecol. 13:681-695.

Pinard, M.A., F.E. Putz, and J.C. Licona. En prensa. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in a subhumid tropical forest in eastern Bolivia. For. Ecol. Manage.

Putz, F.E. and N.M. Holbrook. 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the lowland llanos of Venezuela. Amer. J. Bot. 76:781-788.

Putz, F.E., G.B. Romsus, and N.M. Holbrook. 1995. Comparative phenology of epiphytic and tree-phase

strangler figs in a Venezuelan palm savanna. Biotop. 22:183-189.

Putz, F.E. and A. Susilo. 1994. Figs and fire. Biotrop. 26:468-469.

Ramirez, W.B. 1970. Host specificity in fig wasps (Agaonidae) . Evol. 24:681-691.

Ramirez, W.B. 1976. Germination of seeds of new world Urostigma (Ficus) and Morus rubra L. Rev. Biol. Trop. 24:1-6.

Sainz, L.A.B. 1997. Censo de primates en un área de explotación forestal en Bajo Paraguá. Tesis, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia.

Smith, C.M. and J.L. Bronstein. 1996. Site variation in reproductive synchrony in three neotropical figs. J. Biogeog. 23:477-486.

Snow, B. K. and Snow, D. W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. Auk 88 291-322.

Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical rain forest. pp. 330-344 in M. Soule, ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Terborgh, J. and Diamond, J. M. 1970. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. Wil. Bull. 82: 29-52.

Terborgh, J. 1983. Five New World Primates: a study in comparative ecology. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

Thomson, J. D. Dent-Acosta, S. and Escobar-Paramo, P. 1997. Within-crown flowering syncronia strangler figs and its relationship to Allofusion. Biotrop. 29(3) 291-297.

Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species, and density of hemi-epiphytes on Barro Colorado Island, Panama. Biotrop. 18:22-27.

Utzurrum, R. C. B. and Heideman, P. D. 1991. Differential ingestion of viable vs nonviable Ficus seeds by fruit bats. Biotrop. 23: 311-312.

Windsor, D.M., D.W. Morrison, M.A. Estribi, and B. de Leon. 1989. Phenology of fruit and leaf production by strangler figs on Barro Colorado Island, Panama. Exper. 45:647-653.

West, S. A., Herre, E. A., Windsor, D. M., and Green, P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. J. Biogeog. 23, 447-458.